**PRODUCTION D'UN CHIRONOMIDE SEMIVOLTIN
(*CHIRONOMUS COMMUTATUS* STR.)
DANS LE LAC DE PORT-BIELH
(PYRÉNÉES CENTRALES)**

par H. LAVILLE¹.

La production annuelle nette de *Ch. commutatus* est évaluée, en 1971-72 à 6,29 kg/PS/ha, plaçant cette espèce au deuxième rang d'importance dans la production de la communauté benthique littori-profonde du lac. Le rapport $P/B_{max} = 1,49$ confirme la stabilité de sa valeur, précédemment montrée chez plusieurs représentants du benthos, et, plus récemment, chez deux crustacés monocycliques du zooplaneton de ce même lac.

Plus du tiers (36 %) de la production est perdu pour l'écosystème lors de la nymphose (30 %) et de l'émergence des adultes (6 %).

Les truites (*Salmo trutta fario* L.) utilisent 10,5 % de la production de *Ch. commutatus* par l'ingestion de nymphes au cours de leur ascension; cela représente 49 kg/PF consommés pour les 10,5 ha de la zone 7-19 m.

Production of a semi-voltine chironomid,

***Chironomus commutatus* Str., in Lake Port-Bielh (Central Pyrenees).**

The net annual production of *Ch. commutatus* was estimated in 1971-72 as 6.29 kg/ha/dry weight, placing this species second in importance in the production of the littoral-profundal benthic community of the lake.

The value of the ratio $P/B_{max} = 1.49$ confirms the stability of this ratio, a stability which has been previously shown for several representatives of the benthos and more recently for two monocyclic species of Crustacea from the same lake.

More of one third (36 %) of the production is lost by the ecosystem during the pupation (30 %) and emergence of the adults (6 %).

Brown trout (*Salmo trutta fario*) utilise 10.5 % of the production of *Ch. commutatus* when they feed on the ascending pupae; this represents 49 kg/weth weight for the 10.5 ha of the zone between the depths of 7-19 m.

I. — INTRODUCTION

Il n'existe aucune méthode globale, semblable à celles utilisées pour les organismes autotrophes, permettant d'évaluer la production des invertébrés dans les écosystèmes aquatiques. Celle-ci peut être calculée par sommation des résultats obtenus pour chaque

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31077, Toulouse Cedex.

espèce. Les lacs de haute montagne se prêtent davantage à ce genre d'investigations, du fait de leur faible diversité spécifique.

Dans des travaux précédents, nous avons estimé la production de deux Chironomides, *Psectrocladius sordidellus* et *Zavreliomyia melanura* (Laville 1972 b) et celle d'un mégaloptère *Sialis lutaria* (Giani et Laville 1973) abondants dans la zone littori-profonde (7 - 19 m) du lac de Port-Bielh. *Chironomus commutatus*, autre espèce abondante de la communauté benthique de cette zone, représentait au dégel 1972 40,5 % de la biomasse des Chironomides et 26,5 % de celle du macrobenthos. Son cycle de développement sur deux ans, sa distribution bathymétrique et les modalités de la croissance des larves ont été mis en évidence précédemment (Laville 1972 b).

Dans ce travail, nous nous proposons de compléter l'étude de la production secondaire benthique par l'évaluation de la production annuelle nette de *Ch. commutatus*.

II. — DISTRIBUTION, CYCLE DE DÉVELOPPEMENT ET BIOMASSE

L'espèce étudiée est la plus abondante des deux espèces de *Chironomus* (*Ch. commutatus* et *Ch. plumosus*) qui peuplent la zone littori-profonde du lac de Port-Bielh. *Ch. plumosus* lui succède en profondeur et subsiste seule au-delà de 16 m (fig. 1 A).

Nous avons donné la description morphologique de la larve de *Ch. commutatus* dans un travail précédent (Laville 1972 a). De type *thummi*, elle se distingue aisément de celle de *Ch. plumosus* par l'absence d'expansions latérales au niveau du 10^e segment abdominal ainsi que par une taille moindre.

Le cycle de développement de *Ch. commutatus* s'effectue sur deux ans : les premières éclosions larvaires ont lieu en août et les larves atteignent le stade III à l'entrée de l'hiver ; elle ont alors une longueur de 4 à 8 mm pour une largeur de capsule céphalique de 0,3 à 0,4 mm. Le passage du stade III au stade IV (larve de 9 à 14 mm avec une capsule céphalique de 0,5 à 0,67 mm de large) se fait au cours du deuxième été. Les larves passent un deuxième hiver sous la glace avant la nymphose, le début des émergences se produisant, selon les années, fin juillet-début août (Laville 1972 a).

La quasi-totalité de la croissance se produit à l'automne lorsque la température du fond atteint sa valeur maximale. Croissance et mortalité larvaires sont faibles en hiver, les conditions thermiques et d'oxygénation de la zone profonde, pendant la phase de gel, ralentissant considérablement l'activité métabolique des larves. Ce phénomène est tout à fait semblable à celui précédemment mis en évidence chez les larves de *Psectrocladius sordidellus* et *Zavreliomyia melanura*. Par suite, l'effectif des larves et leur biomasse

FIG. 1. — A) Densité des émergences de *Chironomus commutatus* et *Chironomus plumosus* pendant l'été 1968 en fonction de la profondeur.

B) Distribution bathymétrique des larves aux stades III et IV de *Ch. commutatus* d'après les prélèvements du 19 juillet 1972.

varient peu au cours des 7 mois que dure le gel. Début juillet, la biomasse larvaire de *Ch. commutatus* atteint encore 94 % de celle évaluée le 15 novembre.

On assiste le plus fréquemment chez les larves de Chironomides à un enfoncement progressif aux derniers stades du développement. Ce phénomène a été mis en évidence, notamment par Wülker (1961) chez *Sergentia coracina* dans un lac de Forêt-Noire, le Titisee (845 m), profond de 39 m et par Thut (1969) chez *Procladius culiciformis* du lac Washington. C'est aussi le cas de *Ch. commutatus* dont les larves IV s'avèrent plus eurybathes : leur distribution bathymétrique est plus uniforme dans les zones littori-profonde que celle des stades III plutôt concentrés entre 10 et 13 m (fig. 1 B).

III. — PRODUCTION

Les évaluations de l'abondance larvaire au dégel lors de trois années d'observation (1968, 69, 72) révèlent une certaine stabilité de la population de *Ch. commutatus*. La densité moyenne dans la zone littori-profonde est de 668 larves/m², l'écart des valeurs extrêmes ne dépassant pas 9 % :

4-7-1968 : 675 larves/m² ;
 5-7-1969 : 609 larves/m² ;
 19-7-1972 : 721 larves/m².

Cette stabilité s'applique à tous les stades larvaires : elle permet donc d'estimer, avec un minimum d'échantillons, l'évolution numérique de la population au cours de son développement.

Profondeur/m	Densité larvaire/m ²		Stade III + IV		Surface		Densité larvaire par la surface	
	Stades III		Stade IV				Stades III	
			Total		%		Stades IV	
7-9	412	236	648		26,4		109	62
10-13	1 144	308	1 452		35,9		410	110
14-15	44	121	165		16,8		7	20
16-19	0	17	17		20,9		0	3
Total							526	195

TABLEAU I. — Densités larvaires moyennes des cohortes de un (stade III) et deux ans (stade IV) à quatre niveaux de la zone littori-profonde, le 19 juillet 1972, pondérées par la superficie respective de chaque niveau.

Année	Nombre d'individus/m ² disparus dans l'année	Nombre d'individus/m ² au dégel	Poids moyen d'1 individu/mg			Accroissement d'1 individu par an/mg		B Biomasse totale mg/m ²	P Production annuelle mg/m ²	P Production annuelle totale mg/m ² + (a'xc')
			a'	b	b'	c	c'			
1	774	526 (st III)	0,08	0,16	0,08	0,16	0,08	61,92	84,16	146,08
2	331	195 (st IV)	0,77	1,60	1,44	0,61	254,87	201,91	280,80	482,71
Total		721						396,16		628,79

TABEAU II. — Biomasse et production (en poids sec) de *Chironomus commutatus* dans la zone 7-19 m du lac de Port-Bielh. Le calcul tient compte du nombre de larves disparues au cours de chaque année en admettant un accroissement égal au demi accroissement annuel des larves survivantes.

31 dragues de type Ekman ont été prélevées le 19 juillet 1972, avant le début des émergences. Elles se répartissent comme suit :

- 8 entre 7 et 9 mètres ;
- 11 entre 10 et 13 mètres ;
- 4 entre 14 et 15 mètres ;
- 8 entre 16 et 19 mètres.

Ces prélèvements ont été lavés sur place au travers d'un filet fin à vide de mailles de 280 μ et les larves triées au laboratoire à la loupe binoculaire, séparées par stade et mesurées. La relation taille-poids établie précédemment (Laville 1972 b) a été utilisée pour déterminer le poids sec.

Le tableau I récapitule la densité respective des deux cohortes dans les quatre zones de prélèvement. Ces valeurs, pondérées par la superficie de chacune de ces zones donnent la densité larvaire moyenne de la zone littori-profonde : 73 % des larves appartiennent à la cohorte de la première année, 27 % à celle de la seconde année.

La production de *Ch. commutatus* a été estimée par une méthode analogue à celle utilisée pour *Sialis lutaria* (Giani et Laville 1973) et qui est en fait une variante de la formule de Boysen-Jensen (1919) :

$$P = N_2 (W_2 - W_1) + N_1 - N_2 \frac{W_2 - W_1}{2}$$

La première partie de la formule donne la production de chaque cohorte connaissant l'accroissement pondéral des individus pendant l'année. La production des animaux morts est donnée par la seconde partie de la formule et correspond aux larves de la cohorte disparues au cours de l'année. Si l'on admet une courbe de mortalité de la forme d'une exponentielle décroissante, on peut estimer à 780/m² le nombre de larves de première année perdues entre la ponte et le mois de juillet. Compte tenu de leur faible poids individuel, cette perte ne représente en fait qu'une portion restreinte de la production totale.

La production annuelle des deux cohortes est exprimée en poids sec dans le tableau II : elle atteint 629 mg/m² soit 6,29 kg/ha. Près de 77 % de cette production sont assurés par les larves de deuxième année ; 23 % seulement représentent la production au cours de la première année de développement. La production des animaux disparus par mortalité naturelle ou prédation représente 42 % de la production totale dont 10 % seulement sont le fait des larves de la première cohorte.

La quantité moyenne de matière vivante perdue lors de l'émergence des imagos de *Ch. commutatus* a été évaluée à partir des récoltes de nymphes et d'adultes dans 15 pièges à émergence placés

entre 7 et 13 m en 1966, 67, 68 et 70. Le nombre moyen d'émergences obtenues dans cette zone est de 146 ind./m²/an. Compte tenu de la distribution des larves au stade IV dans le fond et de la répartition des pièges à émergences, on peut estimer que pour l'ensemble de la zone littori-profonde le nombre moyen d'émergences/m²/an avoisine 93 imagos. Ainsi, sur les 195 larves proches de la nymphose recensées en juillet, 48 % émergent.

Le poids sec moyen des imagos, obtenu après 15 heures de séchage à 105 °C est de 0,3 mg pour les ♂ et de 0,55 mg pour les ♀. Étant donné l'évolution du sex-ratio avec la profondeur (1,04 à 10 m ; 1,46 entre 11 et 13 m : Laville 1972 b) on peut admettre un rapport moyen de 1,25 soit 52 ♂ pour 41 ♀. Le poids des émergences correspond donc à une biomasse de 38,1 mg/PS/m²/an. Cette masse ne représente en fait que 6 % de la production annuelle de *Ch. commutatus*. Ce pourcentage est très voisin de celui calculé pour *Ps. sordidellus* (8 %) mais légèrement plus faible que pour *Z. melanura* (15 %) dont l'effectif des larves est plus difficile à évaluer du fait de la mobilité de cette forme essentiellement carnassière (Laville 1972 b). Des rapports émergence/production, très variables, sont cités dans la littérature. Ainsi, Jonasson (1972) évalue cette perte à 52 % de la production de *Chironomus anthracinus* dans le lac Esrom. En milieu lotique, Neveu (1973) estime que les adultes de plusieurs espèces de *Simulium* représentent 20 à 25 % de la production larvaire. Par contre, nos résultats rejoignent ceux de Hall, Cooper et Werner (1970) qui ont estimé que les émergences de *Chironomus tentans* représentaient $7,9 \pm 1,9$ % de la biomasse produite.

Calculé à partir de la biomasse du 19 juillet, le rapport P/B = 1,58. L'utilisation des courbes de croissance (Laville 1972 b) et de mortalité permet d'estimer que la biomasse larvaire atteint son maximum (422 mg/PS/m²) à l'entrée de l'hiver. Le rapport avoisine alors 1,49, valeur très proche de celles précédemment trouvées pour *Ps. sordidellus*, *Z. melanura* et *Sialis lutaria*. L'étude de la production d'un Trichoptère, *Micrasema difficile*, dans un ruisseau d'altitude des Pyrénées (Décamps et Laffont 1974) et plus récemment celle des Crustacés planctoniques du lac de Port-Bielh (Rey et Capblancq 1975) ont mis en évidence des rapports P/B max du même ordre. La stabilité de cette valeur reflète très vraisemblablement l'analogie de développement des invertébrés d'altitude que détermine l'alternance de deux saisons (tableau III).

La stabilité de ce rapport permet ainsi d'estimer la production des larves d'insectes (Chironomides + Sialis) du lac de Port-Bielh à 2,035 g/m²/an/PS. Les 4 espèces dominantes représentent 76,6 % de cette production totale : 19,5 % sont assurés par *Ch. commutatus*.

Les valeurs de la production secondaire des espèces dominantes

	P (g/m ²)	%	B max.	P/B max.	Pertes (%)
Zooplankton :					
— <i>Mirocladomus laciniatus</i>	1,300		0,95	1,37	} — par le déversoir : 3,8
— <i>Daphnia longispina</i>	0,560		0,395	1,42	
— <i>Polyartha vulgaris</i>	0,040		—	—	
Total Zooplankton :	1,900			1,40	
Zoobenthos :					
— <i>Psectrocladius sordidulus</i>	0,479	23,5	0,290	1,65	} — par émergence : 8 6,1 15
— <i>Chironomus commutatus</i>	0,396	19,5	0,366	1,49	
— <i>Zarelinomyia melanura</i>	0,170	8,4	0,113	1,50	
— <i>Chironomus plumosus</i>	0,090*	4,4	0,06		
— autres Chironomides	0,388*	19,1	0,258		
— <i>Sialis lutaria</i>	0,512	25,2	0,382	1,34	
Total Insectes :	2,035	100,1			
— <i>Pisidium</i>	0,050				
Total Zoobenthos :	2,085			1,50	
Total :	3,985			1,46	

TABLEAU III. — Production secondaire des espèces dominantes du lac de Port-Bielh en g PS/m²/an (calculé par m² moyen de lac compte tenu de la distribution des espèces; * estimé d'après un rapport P/B max. = 1,50).

Si on suppose que toutes les femelles qui émergent sont fécondées et pondent dans le lac à raison de 520 œufs/individus, on peut estimer à 21 300 le nombre d'œufs pondus par m² de lac.

Près des 2/3 (64,4 %) de la production ne quittent pas le lac et sont théoriquement disponibles pour les niveaux trophiques suivants (fig. 2). En fait, une analyse plus détaillée montre qu'une partie seulement de la biomasse est exploitée, la prédation dépendant du stade de développement des proies et du comportement des prédateurs. Ainsi, dans l'exemple présent, les larves âgées de *Sialis lutaria* consomment des stades larvaires III et IV de *Ch. commutatus* (Giani et Laville 1973). La prédation des truites s'exerce essentiellement sur les nymphes : l'analyse de 26 contenus stomacaux de truites capturées en été révèle 93 % de nymphes et seulement 7 % de larves IV sur les 162 *Ch. commutatus* recensés. La stabilité des populations entre le gel et le dégel semble indiquer que la prédation hivernale au niveau larvaire est faible. Dans un lac alpin, le Vorderer Finstertaler See, Pechlaner et al. (1972) ont noté la présence de faune benthique seule dans les contenus stomacaux des Salmonides capturés pendant l'hiver. Cependant, les travaux de Elliott (1973 et 1975) ont montré que le nombre de repas journaliers de même que la quantité de nourriture prise par repas diminuent fortement aux basses températures chez la truite (*S. trutta*).

Si on considère que la différence entre le nombre d'émergences et de larves au dernier stade correspond à la prédation des seules truites sur les nymphes lors de leur ascension, la quantité de nourriture consommée correspond à 6,96 kg/PS/ha soit 10,5 % de la production nette de *Ch. commutatus*. La prédation directe au niveau larvaire et par l'intermédiaire des larves de *Sialis* peut augmenter légèrement ce pourcentage mais ne semble pas devoir le modifier de façon importante.

Le rendement correspondant à l'utilisation de la production benthique par les poissons dépend donc en grande partie du comportement de prise de nourriture et de l'accessibilité de cette dernière. Aussi paraît-il difficile de prévoir la capacité productive en poissons à partir des seules mesures de la biomasse ou de la productivité des niveaux trophiques précédents.

TRAVAUX CITÉS

- BOYSEN-JENSEN (P.). 1919. — Valuation of the limfjord. I. Studies on the fish food on the Limfjord 1909-1917. *Rep. Dan. biol. Stn.*, 26 : 1-44.
- DÉCAMPS (H.) et LAFONT (M.). 1974. — Cycles vitaux et production des *Micrasema* pyrénéennes dans les mousses d'eau courante. *Annls Limnol.*, 10 (1) : 1-32.

- ELLIOTT (J. M.). 1973. — The food of Brown and Rainbow Trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia*, 12 : 329-347.
- ELLIOTT (J. M.). 1975. — Weight of food and time required to satiate brown trout, *Salmo trutta* L. *Freswat. Biol.*, 5 : 51-64.
- GIANI (N.) et LAVILLE (H.). 1973. — Cycle biologique et production de *Sialis lutaria* L. (Mégaloptère) dans le lac de Port-Bielh (Pyrénées centrales). *Annls Limnol.*, 9 : 45-61.
- JONASSON (P. M.). 1972. — Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. *Oikos*, suppl. 14 : 1-148.
- LAVILLE (H.). 1972a. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). I. Systématique, écologie, phénologie. *Annls Limnol.*, (1971), 7 (2) : 173-332.
- LAVILLE (H.). 1972b. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). II. Communautés et production. *Annls Limnol.*, (1971), 7 (3) : 335-414.
- NEVEU (A.). 1973. — Estimation de la production de populations larvaires du genre *Simulium* (Diptera, Nematocera). *Ann. Hydrobiol.*, 4 (2) : 183-199.
- REY et CAPBLANCQ (J.). 1975). — Dynamique des populations et production du zooplancton du lac de Port-Bielh (Pyrénées centrales). *Annls Limnol.*, 11 (1) :
- PECHLANER (R.), BRETSCHKO (G.), GOLLMANN (P.), PFEIFER (H.), TILZER (M.), and WEISSENBAACH (H. P.). 1972. — The production processes in two high-mountain lakes (Vorderer and Hinterer Finstertaler See, Kühtai, Austria). Proc. IBP-UNESCO, Symposium on Productivity Problems of Freshwaters, Kazimierz-Dolny, Poland, May 6-12, 1970 : 239-269.
- THUT (N. R.). 1969. — A study of the profundal bottom fauna Lake Washington. *Ecol. monographs*, 39 (1) : 79-100.
- WÜLKER (W.). 1961. — Lebenszyklus und Vertikalverteilung der Chironomidae (Dipt.) *Sergentia coracina* Zett. im Titisee. *Verh. int. Ver. Limn.*, 14 : 962-967.